ПРОЦЕССЫ И МАШИНЫ АГРОИНЖЕНЕРНЫХ СИСТЕМ
PROCESSES AND MACHINES OF AGRO ENGINEERING SYSTEMS



УДК 581.1 DOI 10.12737/11608

Подъем воды в ксилеме растений с трахеидальной проводимостью*

И. А. Кипнис[1], Ю. М. Вернигоров[2]**

[1]Научно-производственная фирма «КАСИОР», г. Москва, Российская Федерация

[2]Донской государственный технический университет, г. Ростов-на-Дону, Российская Федерация

Water rise in the xylem of plants with tracheidal conductance***

I. A. Kipnis[1], Yu. M. Vernigorov[2]**

[1]«KASIOR» Research and Production Company, Moscow, Russian Federation

[2]Don State Technical University, Rostov-on-Don, Russian Federation

Целью работы является моделирование процесса движения воды в ксилеме растений с учетом гидравлических потерь на одиночной окаймленной поре с торусом, а также на совокупности пор. При этом учитывается, что, как следует из ряда публикаций, корневое давление не является механизмом, обеспечивающим подъем воды в растениях. Модельное представление построено в предположении, что основной причиной подъема воды в растениях является поверхностное натяжение в мениске капилляра ксилемы. При этом необходимо учитывать особенности строения ксилемы хвойных и лиственных деревьев. Уравнение для расчета подъема воды в капилляре ксилемы растений с трахеидальной проводимостью выведено с учетом анатомического строения трахеид и окаймленных пор. Уравнение позволяет определить изменение гидравлических потерь при движении воды через одиночную окаймленную пору и через их совокупность с учетом ориентации последних. Модель позволила рассчитать высоту подъема воды в капиллярах ксилемы. Показано, что увеличение диаметра полости трахеиды и диаметров окаймленной поры и торуса при прочих равных условиях приводит к росту гидравлических потерь.

Ключевые слова: ксилема, окаймленная пора, трахеида, ствол, растение, капилляр.

The work objective is a water movement modeling in the plant xylem allowing for the hydraulic loss on a single bordered pit torus, as well as on the pore population. However, as it follows from a number of publications, root pressure is not a mechanism providing water rising in plants. A model representation is based on the assumption that the main reason for rising water in plants is the surface tension in the meniscus of the xylem capillary. At this, it is necessary to take into account the xylem structure features of the needle-leaved and broadleaved trees. The equation to calculate the water rise in the xylem capillary of plants with tracheidal conductance is derived with account for the anatomy structure of the tracheids and bordered pores. The equation allows determining the change in the hydraulic losses in the movement of water through a single bordered pore and through the pore population taking into account the orientation of the latter. The model allows calculating the height of the water rise in the xylem capillary. It is shown that an increase in the diameter of the tracheid cavity and in the diameters of the bordered pore and torus, ceteris paribus leads to the rising of the hydraulic losses.

Keywords: xylem, bordered pore. tracheid, trunk, plant, capillary.

Введение. Наличие вертикального восходящего потока воды в ксилеме растений объясняется действием силы поверхностного натяжения воды в менисках капилляров [1]. При объяснении подъема воды в капилляре радиуса r на высоту h традиционно рассматривают погруженный в воду стеклянный вертикальный капилляр и записывают условие равенства двух сил:

— силы, обусловленной весом столба воды в капилляре P, направленной вертикально вниз,

—силы поверхностного натяжения воды в мениске капилляра $F_н$, направленной вверх.

Уравнение равновесия этих сил для цилиндрического капилляра записывается в виде

$$P = F_н \leftrightarrow \pi r^2 h \rho g = 2\pi r \sigma \cos \alpha, \quad (1)$$

где ρ, g, α, σ — соответственно плотность воды, ускорение свободного падения, угол смачивания и коэффициент поверхностного натяжения воды.

*Работа выполнена в рамках инициативной НИР.

**E-mail: ikipnis@yandex.ru, jvernigorov@dstu.edu.ru

***The research is done within the frame of the independent R&D.

Из (1) следует известная формула Жюрена, позволяющая определить высоту подъема воды в вертикальном капилляре [2]:

$$h_ж = \frac{2\sigma\cos\alpha}{r\,\rho g}. \quad (2)$$

Следует отметить, что применение формулы (2) для оценки высоты подъема воды в капиллярной системе древесных растений не позволяет учитывать силу сопротивления движению воды, обусловленную анатомическим строением капиллярной сети ксилемы. Кроме того, не принимается во внимание и сила, обусловленная осмотическим потенциалом корневой системы и приводящая к появлению действующего в сторону $F_н$ корневого давления $p_{кор}$. Согласно [3, 4] его величина для растений средней полосы при оптимальных условиях составляет 0,15 МПа. Капилляр ксилемы, по которому поднимается вода, например, у хвойных деревьев состоит из связанных посредством пор трахеид. В отличие от хвойных, ксилема лиственных деревьев состоит из сосудов, связанных между собой имеющимися на их поверхности многочисленными порами. Существуют также ксилемы смешанного типа — трахеидально-сосудистые. Но и в этом случае связь между элементами таких ксилем осуществляется посредством пор.

С учетом вышеизложенного соотношение (1) может быть записано следующим образом:

$$P + F_{сп} = F_н + F_{кор} \leftrightarrow \pi r^2 h\rho g + F_{сп} = 2\pi\, r\, \sigma \cos\alpha + \pi r^2 p_{кор}, \quad (3)$$

где $F_{сп} = \sum_1^N F_i$ — суммарная сила сопротивления движению воды, обусловленная гидравлическими потерями напора при ее движении через сложную капиллярную структуру, содержащую N пор; $p_{кор}$ — корневое давление.

В литературных источниках отсутствуют сведения о гидравлических потерях напора при движении воды как через одиночную пору, так и через их совокупность.

Среди большого разнообразия видов пор растений [5] наиболее полно изучены и описаны геометрические размеры и строение округлых окаймленных пор с торусом. Они представляют собой высокоэффективный водопроводящий элемент. В структуре ксилемы хвойных деревьев трахеиды с окаймленными порами составляют 90–95 % от общего объема древесины.. Окаймленные поры расположены преимущественно на радиальных стенках у концов трахеид, которыми каждая трахеида вклинивается между соседними, образуя плотное соединение. Поры в стенках двух смежных трахеид располагаются одна против другой, образуя пару. На радиальной стенке трахеиды может находиться до 90 окаймленных пор, которые участвуют в проведении воды.

Цель работы. Расчет гидравлических потерь, возникающих при движении воды в ксилеме деревьев через одиночную окаймленную пору с торусом и через их совокупность, а также оценка влияния этих потерь на величину высоты подъема воды в капиллярах ксилемы.

Основная часть. На рис. 1 представлена модель участка трахеиды с внутренним диаметром $D_т = 2R_т$, которая имеет на противоположных радиальных стенках по одной одинаковой окаймленной поре с округлым отверстием.

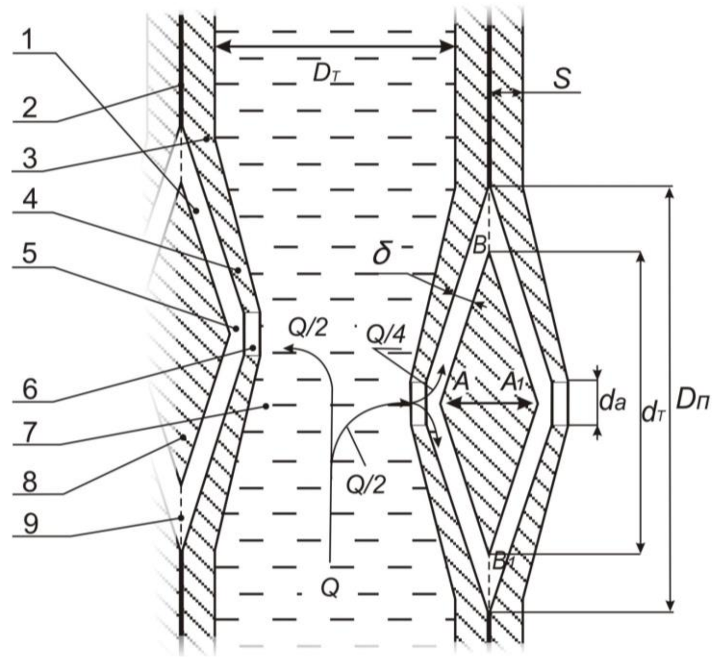


Рис. 1. Модель участка трахеиды с окаймленной порой на противоположных радиальных стенках

Окаймленные поры, образующиеся в стенках трахеид и сосудов, характеризуются тем, что полость поры сужается в направлении от замыкающей пленки к внутреннему отверстию поры. В окаймленной поре можно различить воронковидный поровый канал (1), расширяющийся по направлению к замыкающей пленке (2). Вторичная

стенка 3 нависает в виде валика (4) над расширенной частью канала и образует камеру поры (5). Канал сообщается внешним отверстием с камерой поры, а внутренним (апертура поры) (6) — с полостью (7) самой трахеиды. Это хорошо видно на фотографиях, выполненных с помощью оптического и электронного микроскопов [6]. Срединная часть замыкающей пленки окаймленной поры имеет чечевицеобразное утолщение, называемое торусом (8). Торус соединен с замыкающей пленкой тонкими нитями (9). Между ними нет никакой перепонки. Поэтому часть замыкающей пленки поры, на которой подвешен торус, не является сплошной перегородкой и не создает препятствия при движении воды.

У ранних трахеид средний радиальный размер составляет для лиственных и хвойных пород соответственно $52 \cdot 10^{-6}$ и $40 \cdot 10^{-6}$ м, а у поздних — $22 \cdot 10^{-6}$ и $20 \cdot 10^{-6}$ м. Тангенциальный размер в обоих случаях примерно $30 \cdot 10^{-6}$ м [7].

Диаметр окаймленных пор $D_п$ колеблется от $8 \cdot 10^{-6}$ до $31 \cdot 10^{-6}$ м, а диаметр входного и выходного отверстий в порах $d_а$ (апертура) — от $4 \cdot 10^{-6}$ до $8 \cdot 10^{-6}$ м. Диаметр торуса ($d_т$) всегда больше $d_а$. Численные данные о соотношении диаметра торуса, диаметра поры и максимальной его толщins (AA_1, см. рис. 1) в литературных источниках не приводятся. Толщина вторичной стенки поры s может достигать $10 \cdot 10^{-6}$ м.

Для определенности положим, что пора симметрична относительно вертикали и горизонтали и зазор δ (поровый канал) между торусом и стенкой поры одинаков на всем пути движения воды. При этом максимальная толщина торуса равна $10 \cdot 10^{-6}$ м — толщине вторичной клеточной стенки. Тогда пути $ABA_1 = AB_1A_1 = l$, проходимые водой внутри поры в указанных выше пределах диапазона диаметров $D_п$, одинаковы и находятся в следующем интервале: $5 \cdot 10^{-6} \le l \le 30 \cdot 10^{-6}$ м.

В силу одинаковости пор общий поток воды Q, передаваемый из трахеиды к смежным с ней трахеидам, делится пополам, и в каждую пору поступает объем воды, равный $Q/2$. В поровой камере вода обтекает торус восходящим и нисходящим потоками, каждый из которых имеет объем $q = Q/4$.

Объем Q зависит от скорости подъема воды в растении V, величина которой варьируется в широких пределах и зависит от вида растения, времени суток и сезона. В [8] представлены значения скоростей подъема воды в ксилеме растений. Большинство из них — в пределах от 1 до 10 м/ч. В [9] приводятся данные, согласно которым максимальная скорость движения воды в хвойных растениях — 1,2 м/ч, в лиственных значительно выше, а в дубе — 27–40 м/ч.

Для определения величины потерь гидравлического напора воды при прохождении ее через окаймленную пору с торусом воспользуемся формулой Пуазейля, описывающей закономерность течения вязкой несжимаемой жидкости в тонкой цилиндрической капиллярной трубке [10]:

$$q = \pi\, d^4\, (p_1 — p_2) \,/\, (128\, l\, \mu), \tag{4}$$

где q — секундный объемный расход воды, м^3/с; $p_1 - p_2 = \Delta p$ — перепад давления на входе и выходе из окаймленной поры, Па; d — диаметр капилляра, м; μ — коэффициент динамической вязкости воды, Па·с; l — длина капилляра, м.

Из (4) следует:

$$p_1 - p_2 = \Delta p = 128\, l\, \mu\, q \,/\, (\pi\, d^4) \tag{5}$$

Величину d в (5) выберем, исходя из следующих соображений. Поступающая через апертуру в пору вода движется на участке BAB_1 вдоль конического зазора. При этом по мере ее продвижения количество воды, приходящееся на единицу площади поперечного сечения зазора, уменьшается — следовательно, уменьшается скорость ее движения и гидравлические потери. Но на участке BA_1B_1 коническое расширение сменяется уменьшением площади сечения зазора. Это приводит к увеличению скорости движения воды и усилению гидравлического сопротивления. В результате в силу симметрии гидравлические потери будут определяться только величиной пути, по которому движется в зазоре вода. Поэтому движение воды в зазоре можно рассматривать как происходящее в капилляре длиной l при $d = \delta$.

Исходя из возможных соотношений $D_п$ и $d_а$, зададим диапазон изменения δ: $2 \cdot 10^{-6} \le \delta \le 8 \cdot 10^{-6}$ м. Примем диапазон изменения V: $0{,}28 \cdot 10^{-3} \le V \le 2{,}2 \cdot 10^{-3}$ м/с.

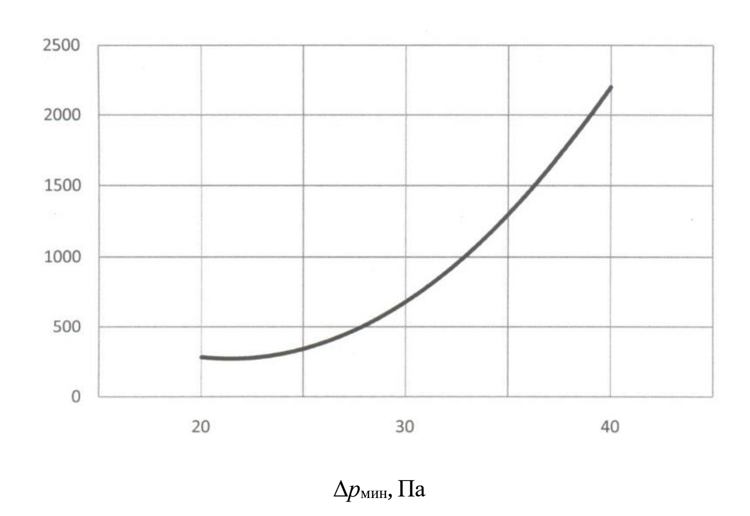
В табл. 1 приведены величины объема воды $q = Q/4$ ($Q = \pi\, R_T^2\, V/4$), проходящей за секунду через зазор δ по пути ABA_1 между поверхностью торуса и внутренней поверхностью вторичной стенки окаймленной поры. При этом диаметры трахеид $D_т$ равны $20 \cdot 10^{-6}$, $30 \cdot 10^{-6}$ и $40 \cdot 10^{-6}$ м, и вода проходит через смежные стенки трахеид с разным количеством пор N. В каждом случае скорость подъема воды в ксилеме V — 1, 4 и 8 м/ч. Можно видеть, что объем воды, проходящей через одиночную пору в течение секунды, уменьшается прямо пропорционально N и увеличивается прямо пропорционально V.

Таблица 1

Объем воды, протекающей в секунду через зазор между торосом и поверхностью окаймленной поры

$D_т \cdot 10^6$, м	$V \cdot 10^3$, м/с	$q\ 10^{13}$, м^3/с			
		N			
		1	10	25	50
20	0,28	0,22	0,022	0,0088	0,0044
	1,10	0,87	0,087	0,0348	0,0174
	2,20	1,74	0,174	0,0697	0,0350
30	0,28	0,50	0,050	0,0198	0,0100
	1,10	1,96	0,196	0,0780	0,0390
	2,20	3,90	0,390	0,1550	0,0770
40	0,28	0,87	0,087	0,0350	0,0178
	1,10	3,50	0,350	0,1390	0,0700
	2,20	7,00	0,700	0,2790	0,1400

На рис. 2 приведены рассчитанные по формуле (5) величины потерь давления $\Delta p_{мин}$ во время прохождения водой окаймленной поры при минимальных значениях величин $V_{мин} = 0{,}28 \cdot 10^{-3}$ м/с, $N_{мин} = 1$, $l_{мин} = 5 \cdot 10^{-6}$ м и $\delta_{мин} = 2 \cdot 10^{-6}$ м, принятых в рассматриваемой нами модели. Диаметры трахеид — $20 \cdot 10^{-6}$, $30 \cdot 10^{-6}$ и $40 \cdot 10^{-6}$ м. Из рисунка следует, что при прохождении воды через одиночную пору с $\delta_{мин} = 2 \cdot 10^{-6}$ м величина $\Delta p_{мин}$ возрастает при увеличении диаметра трахеиды.



$\Delta p_{мин}$, Па

Рис. 2. Зависимость $\Delta p_{мин}$ от диаметра трахеиды $D_т$ $D_т \cdot 10^{-6}$, м

На основании (5) могут быть определены величины Δp для других значений указанных выше величин по следующим соотношениям.

Увеличение l приводит к увеличению потерь давления, то есть

$$\frac{l}{l_{мин}} = \frac{\Delta p}{\Delta p_{мин}}, \tag{6}$$

Увеличение количества окаймленных пор, участвующих в проведении воды, приводит к уменьшению потерь давления, а именно

$$\frac{N}{N_{мин}} = \frac{\Delta p_{мин}}{\Delta p}, \tag{7}$$

Увеличение скорости продвижения воды в трахеидах ксилемы увеличивает потери давления, что описывается соотношением

$$\frac{V}{V_{мин}} = \frac{\Delta p}{\Delta p_{\,мин}}. \tag{8}$$

Увеличение зазора δ приводит к изменению потерь давления, которое описывается соотношением

$$\frac{\delta}{\delta_{мин}} = \sqrt[4]{\frac{\Delta p}{\Delta p_{\,мин}}}. \tag{9}$$

С учетом данных табл. 1 и рис. 2 по соотношениям (6)–(9) проведены расчеты величины диапазона изменения Δp. При этом рассматриваются изменения l в пределах $5\cdot10^{-6} \le l \le 30\cdot10^{-6}$ м и V, δ — в пределах $0,28\cdot10^{-3} \le V \le 2,2\cdot 10^{-3}$ м/с и $2\ 10^{-6} \le \delta \le 8\cdot10^{-6}$ м.

В табл. 2. представлены результаты расчета для трахеид диаметрами $D_т$, равными $20\cdot10^{-6}$ м и $40\cdot10^{-6}$ м. При этом рассматривается движение воды через одиночную пору (N = 1) и через 50 (N = 50) одновременно проводящих воду пор на стенке трахеиды.

Таблица 2

Потери давления при прохождении водой окаймленной поры

N	$D_т \cdot 10^6$, м	$V\cdot 10^3$, м/с	$\delta\cdot 10^6$, м	Интервал изменения Δp, Па при $5\cdot10^{-6} \le l \le 30\cdot10^{-6}$ м
1	20	0,28	2	281 ÷ 1690
			8	1,1 ÷ 6,6
		2,2	2	2220 ÷ 13340
			8	8,7 ÷ 52
	40	0,28	2	2200 ÷ 13200
			8	4,4 ÷ 26,3
		2,2	2	8940 ÷ 53200
			8	35 ÷ 210
50	20	0,28	2	5,6 ÷ 34
			8	0,02 ÷ 1,3
		2,2	2	45 ÷ 268
			8	0,17 ÷ 1,05
	40	0,28	2	22 ÷ 135
			8	0,09 ÷ 0,52
		$2,2\cdot10^{-3}$	2	179 ÷ 1080
			8	0,7 ÷ 4,2

Как видно из табл. 2, если N = 1, величина Δp растет при увеличении l, V и $D_т$. Увеличение δ при прочих равных условиях приводит к уменьшению Δp. Абсолютная величина Δp в пределах рассматриваемого изменения параметров варьирует в широких пределах от 1,1 до 53200 Па. При этом потери уменьшаются с ростом N, а максимальные их значения имеют место при N = 1.

При увеличении количества пор на стенке трахеиды до 50 Δp значительно уменьшается и варьируется в пределах от 0,02 до 1080 Па.

Как было отмечено выше, движение воды в коническом зазоре окаймленной поры в силу симметрии физических процессов можно рассматривать как движение воды в капилляре длиной l и диаметром δ. Действительно, если принять за положительное направление действующих сил в сторону силы поверхностного натяжения, то для участков AB, BA_1, AB_1, B_1A_1 можно записать следующее уравнение равнодействующей силы $F_{рп}$, обусловленной распределением веса воды в зазоре (рис. 3, *а*):

$$F_{рп} = -\Delta P\ sin\ (90 - \frac{\gamma}{2}) + \Delta P\ sin\ (90 - \frac{\gamma}{2}) + \Delta P\ sin\ (90 - \frac{\gamma}{2}) - \Delta P\ sin\ (90 - \frac{\gamma}{2}) = 0. \tag{10}$$

То есть на выходе из поры $F_{рп}$ равна нулю, и в этом смысле пора «нейтральна».

Ситуация изменяется при отсутствии симметрии. Если повернуть оси по часовой стрелке на угол γ/2, то стороны BA_1 и AB_1 примут вертикальное положение (рис. 3, *б*). В этом случае в сторону силы поверхностного натяжения будет направлено действие веса двух столбиков воды, равного $2\Delta P$. В то же время стороны AB и B_1A_1

окажутся расположенными под углом γ к горизонтали. Тогда для равнодействующей силы на выходе воды из поры можно записать соотношение:

$$F_{\text{рп}} = -\Delta P\, sin\,(90 - \gamma\,) + \Delta P + \Delta P - \Delta P\, sin\,(90 - \gamma\,) = 2\,\Delta P\,(1 - sin\,(90 - \gamma\,)) \neq 0. \quad (11)$$

а) *б*)

Рис. 3. Распределение сил в зазоре окаймленной поры, вертикально ориентированной (*а*) и наклоненной под углом к вертикали (*б*)

Трахеида не является вертикальным цилиндром, а клиновидно сужается радиальными стенками к концам, одной третью поверхности соприкасаясь с клиновидными поверхностями концов трахеид следующих уровней [7]. Поэтому вертикальная ось симметрии поры может быть наклонена. Угол γ клина на конце трахеиды лежит в пределах 17–22 градусов. Величина $F_{\text{рп}}$ в одиночной поре в зависимости от γ может принимать значения в пределах:

$$F_{\text{рп}} = (0{,}015 \div 0{,}035)\,\Delta P = (0{,}015 \div 0{,}035)\,\pi\delta^2\rho g\,l\,/8 \cong (0{,}002 \div 0{,}0044)\,\pi\delta^2\,\rho g\,l \quad (12)$$

Тогда при минимальном и максимальном количестве трахеид на одном погонном метре величина $F_{\text{рп}}$ соответственно равна:

$$(0{,}33 \div 9)\,\pi\delta^2\,\rho g\,l \text{ и } (8 \div 19)\,\pi\delta^2\,\rho g\,l.$$

С учетом вышеизложенного уравнение (3) может быть записано в виде

$$P + F_{\text{сп}} - F_{\text{рп}} = F_{\text{н}} + F_{\text{кор}} \leftrightarrow \pi r^2\,h\rho g + F_{\text{сп}} - F_{\text{рп}} = 2\pi\,r\,\sigma\cos\alpha + \pi r^2\,p_{\text{кор}}. \quad (13)$$

Подставляя в (13) аналитические соотношения для величин $F_{\text{сп}} = \pi\,R_T^2\,\Delta p$ и $F_{\text{рп}}$ из (11) и полагая, что в стволах деревьев хвойных пород длина трахеид Δh находится в диапазоне от $2{,}5\cdot10^{-3}$м до $5\cdot10^{-3}$м [7], получим:

$$\pi\,R_T^2 h\rho g + 32\,\pi\,R_T^4\,\frac{h}{\Delta h}\,l\,\mu\,V/\,N\,\delta^4 - \frac{h}{\Delta h}\pi\delta^2\,\rho g\,l(1 - sin\,(90 - \gamma\,) = 2\pi\,R_T\,\sigma\cos\alpha + \pi R_T^2\,p_{\text{кор}}. \quad (14)$$

Сокращая (14) на $\pi\,R_T^2\rho g$ и учитывая (2), получим:

$$h\,\left(1 + \frac{32R_T^2\,l\,\mu\,V}{\Delta h N\,\delta^4\rho g} - \frac{l\,\delta^2(1-\sin(90 - \gamma\,))}{\Delta h\,R_T^2}\right) = \frac{2\sigma\cos\alpha}{\rho g R_T} + \frac{p_{\text{кор}}}{\rho g} = h_{\text{ж}} + \frac{p_{\text{кор}}}{\rho g}. \quad (15)$$

Отсюда:

$$h = (h_{\text{ж}} + \frac{p_{\text{кор}}}{\rho g})\,/\,(1 + \frac{32R_T^2\,l\,\mu\,V}{\Delta h N\,\delta^4\rho g} - \frac{l\,\delta^2(1-\sin(90 - \gamma\,))}{\Delta h\,R_T^2}). \quad (16)$$

Уравнение (16) позволяет определить высоту подъема воды в капилляре ксилемы, состоящей из вертикальной цепочки трахеид, с учетом анатомического строения окаймленных пор.

Используя уравнения (13) и (14), можно выяснить степень участия корневого давления в подъеме воды в ксилеме. Для этого составим отношение сил:

$$F_{\text{сп}}/F_{\text{кор}} = 32\,\pi\,R_T^4\,\frac{h}{\Delta h}\,l\,\mu\,V/\,N\,\delta^4\,\pi R_T^2\,p_{\text{кор}} = 32\,R_T^2\,h\,l\,\mu\,V/\,\Delta h\,N\,\delta^4\,p_{\text{кор}}. \quad (17)$$

Если $F_{сп}/F_{кор} = 1$, то вода под действием силы $F_н$ поднимается на высоту $h_ж$, так как корневое давление компенсирует гидравлические потери при движении воды через поры.

При $F_{сп}/F_{кор} < 1$ корневое давление способствует подъему воды, и она поднимается на высоту, большую $h_ж$. При $F_{сп}/F_{кор} > 1$ часть $F_н$ расходуется на преодоление $F_{сп}$, и вода не может достичь $h_ж$.

Записав (17) в виде

$$h \le p_{кор} \frac{\Delta h \delta^4}{32 R_T^2\, l\, \mu\, V} N \qquad (18)$$

и полагая $p_{кор} = 0{,}15$ МПа, можно определить, при каких параметрах справедливо (18).

Так, $h \le 1{,}34\, N$ при $R_T = 10 \cdot 10^{-6}$ м, $l = 5 \cdot 10^{-6}$ м, $\mu = 1{,}002 \cdot 10^{-3}$ Па·с, $V = 0{,}28 \cdot 10^{-3}$ м/с, $\delta = 2 \cdot 10^{-6}$ м, $\Delta h = 2{,}5 \cdot 10^{-3}$м. Тогда при $N = 1$ и при $N = 50$ высота ксилемы, на которой происходит компенсация корневым давлением силы сопротивления $F_{сп}$, оказываемого порой, составляет соответственно 1,34 и 66,9 м. При $\delta = 8 \cdot 10^{-6}$м и прочих равных условиях $h \le 341\, N$. Выражение $h \le 0{,}014\, N$ верно при $R_T = 20 \cdot 10^{-6}$ м, $l = 30 \cdot 10^{-6}$ м, $V = 2{,}2 \cdot 10^{-3}$ м/с, $\delta = 2 \cdot 10^{-6}$ м, $\Delta h = 5 \cdot 10^{-3}$ м, а при $\delta = 8 \cdot 10^{-6}$ м $h \le 3{,}63\, N$. Задавая N, можно определить h.

Большая вариативность переменных в (18) не позволяет перебором параметров наглядно представить результаты возможных вариантов их сочетания. Решить это можно табулированием результатов расчета. Отметим следующее. Каждая трахеида одной своей третью вклинивается радиальными стенками между радиальными стенками двух трахеид следующего уровня, где и расположена основная масса окаймленных пор [7]. При этом на одном погонном метре может быть размещено от 260 до 530 трахеид (в среднем 395). Полагая, что все трахеиды по высоте ксилемы имеют одинаковую длину и используя данные табл. 2, можно определить диапазон потерь давления на один погонный метр трахеидального капилляра ксилемы. Результаты такого расчета представлены в табл. 3.

Таблица 3

Потери давления на погонном метре трахеидального капилляра ксилемы

N	$D_т \cdot 10^6$, м	$V \cdot 10^3$, м/с	$\delta \cdot 10^6$, м	Интервал изменения Δp,МПа при $5 \cdot 10^{-6} \le l \le 30 \cdot 10^{-6}$ м и количестве трахеид на 1 м		
				260 (минимум)	395 (среднее)	530 (максимум)
1	20	0,28	2	0,073–0,439	0,111–0,667	0,149–0,895
			8	0,000286–0,0018	0,00043–0,0026	0,0006–(0,0035)
		2,2	2	0,572–3,468	0,087–5,27	1,77–7,07
			8	0,0022–(0,0045)	(0,0034)–0,021	(0,0049)–0,029
	40	0,28	2	0,572–3,468	0,87–5,21	1,78–7,07
			8	0,0011–(0,0068)	0,0018–(0,011)	0,0023–(0,0138)
		2,2	2	2,324–13,83	3,53–21,0	4,74–28,19
			8	(0,0091)–0,055	(0,014)–0,083	0,0186–0,111
50	20	0,28	2	0,0014–(0,0088)	0,0022–(0,013)	0,00297–0,018
			8	0,000005–0,0003	0,00008–0,0005	0,00001–0,0007
		2,2	2	(0,0117)–0,069	0,018–0,106	0,024–0,142
			8	0,00004–0,00027	0,00007–0,0004	0,0009–0,0006
	40	0,28	2	(0,0057)–0,035	(0,0087)–0,053	0,0012–0,072
			8	0,000023–0,00014	0,000036–0,0002	0,00005–0,0003
		2,2	2	0,046–0,28	0,071–0,427	0,0948–0,572
			8	0,000182–0,001	0,00028–0,0017	0,00037–0,0022

Как было отмечено выше, максимальная величина $p_{кор}$ не превышает 0,15 МПа. Задавая условные высоты (например, 100, 50 и 10 м), из данных табл. 3 можно определить интервалы изменения входящих в (18) величин, в которых Δp превышает $p_{кор}$ в капиллярах разной высоты. Значения Δp в рассматриваемом интервале изменения l (Δp не превышает $p_{кор}$) при высотах капилляров 100, 50 и 10 м выделены соответственно жирным шрифтом, курсивом с подчеркиванием и скобками. В остальных случаях (шрифт без выделений) величина Δp либо значительно превосходит $p_{кор}$, либо равенство возможно при меньших высотах капилляра.

Анализ данных табл. 3 показывает следующее. При малых δ и $N = 1$ величина Δp растет с увеличением l, V и $D_т$. При увеличении длины трахеиды она уменьшается и уже на одном погонном метре капилляра находится в пределах 0,073 ÷ 28,19 МПа, что значительно превышает $p_{кор}$. По мере увеличения δ (при прочих равных условиях)

величина Δp уменьшается: при $\delta = 8\cdot10^{-6}$ м ее диапазон — 0,000286 ÷ 0,111 МПа. Она увеличивается прямо пропорционально l, также уменьшаясь при увеличении длины трахеиды Δh.

С увеличением N поток воды через каждую окаймленную пору уменьшается, что приводит к снижению Δp. Так, при $N = 50$ и $\delta = 2\cdot10^{-6}$ м на одном погонном метре капилляра Δp находится в пределах 0,0014 ÷ 0,572 МПа для ряда значений l, V, $D_т$ и длины трахеиды $\Delta p \le p_{кор}$. При $\delta = 8\cdot10^{-6}$ м $\Delta p < p_{кор}$ и находится в пределах 0,000005 ÷ 0,0022 МПа.

Малая величина δ характерна для мелких пор с $D_п$ порядка $8\cdot10^{-6}$ м. В этом случае, учитывая размер торуса, который не может быть меньше $d_а$, зазор δ между ним и стенкой поры не может быть больше $2\cdot10^{-6}$ м. Следовательно, Δp велико, и ксилема с таким размером пор не может поднимать воду на большую высоту. Для крупной поры с $D_п = 30\cdot10^{-6}$ м и $d_а = 8\cdot10^{-6}$ м величина δ может достигать $8\cdot10^{-6}$ м. При этом Δp не велико, и ксилема с такими порами на стенках трахеид может поднимать воду на большую высоту. Этот результат хорошо согласуется с [7], где сказано, что на радиальных стенках, особенно у концов ранних трахеид, имеется от 70 до 90 крупных окаймленных пор с округлыми отверстиями.

Следует заметить, что корневое давление не является постоянной величиной. Оно зависит от условий жизнедеятельности корня и таких факторов, как: температура, время суток, сезон, наличие и концентрация в почвенном растворе и клетках корня минеральных веществ, воды, кислорода и др. Корневое давление может быть значительно ниже 0,15 МПа. Поэтому корневое давление частично или полностью компенсирует Δp, позволяя силам поверхностного натяжения в капиллярах ксилемы поднять воду на максимально возможную высоту. И если корневое давление падает, например, при недостатке влаги в почве, то силам поверхностного натяжения приходится преодолевать силы сопротивления. Они не могут поднять воду на прежнюю высоту, и растение начинает увядать с верхних уровней, где дефицит воды больше.

Выводы.

1. Получено уравнение, позволяющее определить высоту подъема воды в капилляре ксилемы растений с трахеидальной проводимостью. При этом учитывается анатомическое строение трахеид и окаймленных пор, а также ориентация последних. Показано, что движение воды через окаймленную пору можно рассматривать как течение воды через капилляр. Его длина равна пути, который проходит вода при обтекании торуса, а диаметр равен величине зазора между поверхностью торуса и внутренней стенкой трахеиды.

2. Определены границы изменения гидравлических потерь при движении воды — как через одиночную окаймленную пору, так и через их совокупность в зависимости от зазора и длины пути, проходимого водой в поре. Показано, что сопротивление одиночной окаймленной поры велико и при скоростях подъема воды в ксилеме 1–8 м/час находится в пределах 0,073–28 МПа. При увеличении количества пор на стенке трахеиды гидравлические потери уменьшаются и составляют для тех же скоростей движения воды 0,000005–0,057 МПа.

3. Увеличение диаметра полости трахеиды, диаметра окаймленной поры и торуса (при прочих равных условиях) приводит к росту гидравлических потерь.

4. Увеличение длины трахеиды и зазора между поверхностями торуса и внутренней стенки трахеиды (при прочих равных условиях) приводит к снижению гидравлических потерь. Последнее обусловлено снижением скорости потока в зазоре.

5. При наклонном положении поры на стенке трахеиды необходимо учитывать направленную в сторону подъема воды дополнительную силу, возникающую из-за перераспределения веса воды, действующего на поверхность торуса и стенки поры.

6. Основной силой, осуществляющей подъем воды в ксилеме растений, является сила поверхностного натяжения в менисках капилляров.

7. Полученные результаты позволяют предположить, что при длительном дефиците воды или высоком содержании солей в почвенном растворе корневое давление может быть мало, близко к нулю и даже отрицательно. В этом случае силам поверхностного натяжения приходится преодолевать сопротивление движению воды окаймленными порами. В результате вода в ксилеме не может подниматься на прежнюю высоту, что способствует увяданию, которое начинается с наиболее удаленных от комля концов самых длинных ветвей верхних ярусов растения.

Библиографический список

1. Кипнис, И. А. Механизм продвижения воды в капиллярах ксилемы растений / И. А. Кипнис, Ю. М. Вернигоров // Вестник Дон. гос. техн. ун-та. — 2014. — Т. 14, № 3 (78). — С. 78–88.

2. Шеин, Е. В. Курс физики почв / Е. В. Шеин. — Москва : МГУ, 2005. — 432 с.

3. Малиновский, В. И. Физиология растений / В. И. Малиновский. — Владивосток : Издательство ДВГУ, 2004. — 109 с.

4. Кузнецов, В. В. Физиология растений / В. В. Кузнецов, Г. А. Дмитриева. — 2-е изд., перераб. и доп. — Москва : Высшая школа, 2006. — 742 с.

5. Ботаника. Учебник для педагогических институтов и университетов. В 2 т. Т. 1. Анатомия и морфология / Л. И. Курсанов [и др.]. — 5-е. изд., перераб. — Москва : Просвещение, 1966. — 423 с.

6. Клеточная биология. Анатомия. Морфология. Учебник для вузов / под ред. А. К. Тимонина, В. В. Чуба. — Москва : Академия, 2008. — 368 с.

7. Уголев, Б. Н. Древесиноведение и лесное товароведение / Б. Н. Уголев. — 3-е изд., стер. — Москва : Академия, 2010. — 272 с.

8. Крамер, П.-Д. Физиология древесных растений / П.-Д. Крамер, Т.-Т. Козловски. — Москва : Лесная промышленность, 1983 — 464 с.

9. Якушкина, Н. И. Физиология растений / Н. И. Якушкина, Е. Ю. Бахтенко. — Москва : ВЛАДОС, 2005. — 463 с.

10. Яворский, Б. М. Справочник по физике / Б. М. Яворский, А. А. Детлаф. — Москва : Наука, 1968. — 940 с.

References

1. Kipnis, I.A., Vernigorov, Y.M. Mekhanizm prodvizheniya vody v kapillyarakh ksilemy rasteniy. [Mechanism of promotion of water in the xylem capillaries plants.] Vestnik of DSTU, 2014, vol. 14, no. 3 (78), pp.78–88 (in Russian).

2. Shein, E.V. Kurs fiziki pochv. [Soil Physics Course.] Moscow: MSU, 2005, 432 p. (in Russian).

3. Malinovsky, V.I. Fiziologiya rasteniy. [Plant Physiology.] Vladivostok: Izdatel'stvo FESU, 2004,109 p. (in Russian).

4. Kuznetsov, V.V., Dmitriyeva, G.A. Fiziologiya rasteniy. [Plant Physiology.] 2nd, revised. and enl. ed. Moscow: Vysshaya shkola, 2006, 742 p. (in Russian).

5. Kursanov L.I., et al. Botanika. Uchebnik dlya pedagogicheskikh institutov i universitetov. V 2 t. T. 1. Anatomiya i morfologiya. [Botany (in two volumes). Vol. 1. Anatomy and morphology. For pedagogical institutes and universities.] 5th rev. ed. Moscow: Prosveshchenie, 1966, 423 p. (in Russian).

6. Timonina, A.K., Chub, V.V. Botanika: uchebnik dlya vuzov v 4 t.; t. 1. Kletochnaya biologiya. Anatomiya. Morfologiya. Uchebnik dlya vuzov. [Botany: Textbook for universities in 4 volumes. Vol.1. Cell Biology. Anatomy. Morphology.] Moscow: Akademiya, 2008, 367 p. (in Russian).

7. Ugolev, B.N. Drevesinovedenie i lesnoe tovarovedenie. [Wood Technology and Forestry Science.] 3rd ed., reimpression. Moscow: Akademiya, 2010, 272 p. (in Russian).

8. Kramer, P.-D, Kozlowski, T.-T. Fiziologiya drevesnykh rasteniy. [Physiology of woody plants.] Moscow: Lesnaya promyshlennost', 1983, 464 p. (in Russian).

9. Yakushkina, N.I., Bakhtenko, E.Y. Fiziologiya rasteniy. [Plant physiology.] Moscow: VLADOS, 2005, 463 p. (in Russian).

10. Jaworski, B.M., Detlef, A.A. Spravochnik po fizike. [Physics: Reference book.] Moscow: Nauka, 1968, 940 p. (in Russian).

Поступила в редакцию 15.10.2014
Сдана в редакцию 16.10.2014
Запланирована в номер 10.04.2015